

学 位 論 文 題 名

落葉広葉樹の定着に及ぼす種子サイズと

稚苗のフェノロジーの影響

学位論文内容の要旨

落葉広葉樹林・ギャップ・裸地などに生育する稚苗を取巻く環境は空間的および時間的に変化する。したがって、それぞれの地表で稚苗が更新に成功するか否かは、出現場所の環境の季節的变化に稚苗のフェノロジー（季節的伸長様式・葉の生存様式・発芽タイミング等）が適応的かどうか大きな要点となることが考えられる。そこで種子の散布から稚苗の定着までの樹木の生活史の中で最も死亡確率の高い時期において、種子のサイズや当年生稚苗のフェノロジーが樹木の死亡要因や死亡回避戦略にどう関わっているのかを明らかにすることを試みた。さらにこれらの関係が落葉広葉樹の最適な定着場所選択にどう影響するかを考察した。

まず、落葉広葉樹高木31種の種子を苗畑（開放下・被陰下）に播き、種子サイズと稚苗のフェノロジーの基本的な関係について探った。実験に用いた31種の種子重は最大のクリの10900mgから最小のエゾノバッコヤナギの0.162mgまでほぼ 10^5 倍の開きがあった。開放・被陰下ともに、種子サイズと稚苗の初期伸長量・伸長速度が最大となる発芽後の日数・子葉が展開してから本葉が開くまでの期間・本葉の寿命とは正の、展葉期間（伸長期間）・落葉期間・本葉の回転率とは負の有意な相関が見られた。種子サイズの大きな種は被陰の有無にかかわらず種子の貯蔵養分で発芽直後に急伸長した。同時に大きな葉を一斉に開き短期間で当年の伸長・葉の展開を終了した。

一方、種子サイズの小さな種は、開放下では生長期の終わりには種子サイズの大きな種とほぼ同じ苗高を獲得した。種子サイズの小さな種は、その資源の制約により最初小さな子葉しか展開できない。しかし、生長初期に葉へ重点的に資源を配分し、葉の回転率を挙げて長い期間にわたって展葉を続けることによって、初期のハンデキャップを補償していることが明らかになった。但し、このような補償作用は被陰下では見られなかった。

このような種子サイズと稚苗のフェノロジーの間に見られた関係が自然環境下で稚苗が定着する際どのような影響を持つのかを山地播種試験によって検討した。

材料は異なる種子サイズをもつ落葉広葉樹5種（ミズナラ・イタヤカエデ・ケヤマハンノキ・

カツラ・シラカンバ)である。これらの種子を落葉広葉樹林内・小ギャップ・大ギャップの3箇所それぞれに設けた落葉層区・土壤裸出区に播種した。それぞれの場所で、光・土壌水分・落葉量・草本類の繁茂などの環境条件の季節的变化、および当年生稚苗のフェノロジーを調べた。また種子の散布から稚苗出現後2年間の生存・生長過程を比較し、種子サイズや稚苗のフェノロジーが稚苗の生存・生長にどう反映したかを考察した。苗畑試験と同様に山地試験でも当年生稚苗のフェノロジーが種子サイズに大きく規定されていることが明らかになった。発芽当年の稚苗のフェノロジーは出現場所における資源(光・水分・温度など)が季節的に変動する山地でも通年的に変動の少ない苗畑でも、種子サイズによってほぼ決定されていることが明らかになった。さらに、発芽当年における稚苗の定着の成功度は、「出現した場所の環境の季節変化と稚苗のフェノロジーとが同調していること」に依存していることが明らかになった。

大きな種子サイズをもつミズナラ・イタヤカエデのフェノロジーは基本的には種子サイズに規定されつつも、出現場所の環境の変化に可塑的にかつ適応的に反応し、いずれの出現場所でも高い生存率を示した。これら大きな種子サイズをもつ種は、落葉広葉樹林内では、大きな葉を春先の一斉に展開し、秋に一斉に脱落させた。このような展葉様式は、林冠木の開葉前の明るい林床で有効に光合成を行なうことを可能にした。すなわち、フェノロジカルに被陰を回避することによって、その後の生存を確実にしようとする戦略をもつものと考えられた。さらに林内では葉の寿命を伸ばしSLMを減らし被陰による光合成能率の低下を補おうとする適応的な反応を示した。樹木の稚苗が林内など被陰ストレスの大きなところで生存できることの説明として、弱光下における光合成能率の高さや光補償点の低さなどの葉の生理的特性や、種子の貯蔵養分の大きさなどが挙げられてきたが、さらに“フェノロジカルな被陰の回避”による効果も加える必要があることが示された。

大ギャップなど好適な光環境が持続する場所では、種子サイズの大きな種は葉を長い期間連続的に展開・脱落させ、その葉は厚くなり寿命が短く回転率が高くなった。その結果、展葉数も増加し高い苗高を獲得し、草本等との競争にも耐えることができた。

一方、種子サイズの小さなケヤマハンノキ・カツラ・シラカンバはいずれの出現場所でも長い展葉期間・短い葉の寿命・高い葉の回転率をもち、出現環境に対する可塑性は種子サイズの大きなものより小さかった。林内では子葉および本葉第一葉が展開した時点で林冠は閉鎖した。さらに長い期間低照度下での展葉を強いられた。弱光下での光合成能率の低さだけでなく、受光体制の貧弱さや、稚苗のフェノロジーが環境の季節変化に適応しないということによって、林内での生存・生長率が低くなったものと考えられる。しかし、一方、大ギャップでは好適な光環境が長

い間持続するため、本来の葉の生存様式を有効に活用することが可能となり大きな生長量を獲得した。結果的には、そこでの定着可能性を高めることに繋がった。

これまで、落葉層の存在が稚苗出現の制限要因となることは森林や草原における多くの樹木・灌木および草本で広く観察されてきたが、その制限の程度が種子のサイズと密接に関連していることが木本種においても初めて明らかになった。稚苗の出現に際し落葉層は、種子サイズの小さな種では落葉量が比較的少なくても制限要因となるのに対し、種子サイズの大きな種ではその量が多くても必ずしも制限要因とはならず、むしろ裸地では促進要因になった。さらに、落葉層および秋の落葉は種子サイズの大きな種の稚苗の生長・生存を促進する効果がみられたのに比べ種子サイズの小さな種ではむしろ阻害する傾向が見られた。

種子の散布から稚苗出現2年目までの死亡経過を見ると、生存曲線のパターンが種子サイズによって大きく2つに分けられた。種子サイズの大きな種では植食動物による種子段階の死亡率が高いが、稚苗出現後はその生存率はどの場所でも高かった。これは環境に対して可塑的な稚苗のフェノロジーを持つためであった。一方、種子サイズの小さな種では、種子死亡率より、出現時期・稚苗出現後の死亡率が高かった。発芽・出現時には大ギャップでの乾燥や林内での落葉層による死亡が見られ、その後は環境条件と稚苗のフェノロジーとの不適合による死亡、すなわち林内における被陰ストレスによる死亡が多く見られた。死亡要因・死亡率・死亡時期もまた種子サイズと稚苗のフェノロジーと大きく関わっていることが明らかになった。また、種子の捕食圧の大きさは種子サイズとギャップサイズまた捕食者の動態などの要因の複合作用であることが示唆された。

Salisbury (1942) 以降、大きな興味を呼んだシエマ“植生の遷移段階後期の成熟した森林などでは大きな種子サイズを持つ種がみられる”ことについて、この研究は、種子サイズと当年生稚苗のフェノロジーの関係から新しい視点を導入したものと考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 五十嵐 恒 夫
副 査 教 授 辻 井 達 一
副 査 教 授 滝 川 貞 夫
副 査 助 教 授 矢 島 崇

本論文は5章で構成され、図30、表10、引用文献221、総頁数173頁の和文論文である。別に参考論文43編が添えられている。

近年、森林資源の面からも環境保全の面からも広葉樹林が重要視され、その育成が強く望まれている。しかし、広葉樹の更新、とくに最も死亡率の高い種子散布から稚苗の定着までの更新初期過程については、未解明の問題が多い。本研究は、落葉広葉樹林の確実な更新方法の確立を目指し、種子のサイズを機軸に据え、種子のサイズおよび稚苗のフェノロジー（季節的成長様式・葉の生存様式・発芽タイミング等）が、更新の成否に如何に関わっているかを明らかにする目的で行われた。その成果の概要は以下のとおりである。

1. 種子サイズと稚苗のフェノロジーの基本的な関係：落葉広葉樹高木31種の種子を開放、被陰条件下の苗畑に播種した。種子重は、クリの10,900mgからエゾノバッコヤナギの0.162mgまで、 10^5 倍の開きがあった。開放・被陰の両方条件下とも、種子サイズと稚苗の初期伸長量・伸長速度が最大となる発芽後の日数・子葉が展開してから本葉が開くまでの期間・本葉の寿命との間には正の、展葉期間（伸長期間）・落葉期間・本葉の回転率との間には負の相関が見られた。
2. サイズの大きな種子は、被陰の有無にかかわらず貯蔵養分で発芽直後に急伸長し、大きな葉を一斉に開き、短期間で当年の伸長・葉の展開を終了した。サイズの小さな種子は、開放下では成長期の終りには大きい種子とほぼ同じ苗高を獲得した。サイズの小さな種子は、資源の制約から小さな子葉しか展開できない。しかし、葉の回転率をあげて長い期間にわたって展葉を続けることによって、初期のハンデキャップを補償していることが明らかになった。
3. 自然環境下（山地）での稚苗の定着と種子サイズおよびフェノロジー：種子サイズの異なるミズナラ、イタヤカエデ、ケヤマハンノキ、カツラ、シラカンバの5樹種の種子を、落葉広葉樹林内・小さいギャップ（孔状裸地）・大きいギャップの3か所それぞれに設けた落葉層区・鈎質土壌裸出区に播種した。発芽当年の稚苗のフェノロジーは、出現場所における光

・水分・温度などの資源が季節的に変動する山地でも通年的に変動の少ない苗畑でも、種子サイズによってほぼ決定されていることが明らかになった。さらに、発芽当年における稚苗の定着の成功度は、「出現した場所の環境の季節変化と稚苗のフェノロジーとが同調していること」に依存していることが明らかになった。

4. 大きい種子サイズをもつミズナラ・イタヤカエデのフェノロジーは、基本的には種子サイズに規定されつつも、いずれの出現場所でも高い生存率を示した。これらは、落葉広葉樹林内では大きな葉を春先に一斉に展開し、秋に一斉に脱落させた。このような展葉様式は、林冠木の開葉前の明るい林床で有効に光合成を行うことを可能にした。樹木の稚苗が、林内など被陰ストレスの大きいところで生存できることの説明として、“フェノロジカルな被陰の回避”による効果を加える必要があることが示された。
5. 大きいギャップなど好適な光環境が持続する場所では、種子サイズの大きい種は葉を長い期間連続的に展開・脱落させ、その葉は厚くなり寿命が短く回転率が高くなった。その結果、展葉数も増加し高い苗高を獲得し、草本類との競争にも耐えることができた。一方、種子サイズの小さいケヤマハンノキ、カツラ、シラカンバはいずれの出現場所でも長い展葉期間・短い葉の寿命・高い葉の回転率を示した。林内では、子葉および本葉第一葉が展開した時点で林冠は閉鎖し、長い期間低照度下での展葉を強いられた。弱光下での光合成能率の低さだけでなく、受光体制の貧弱さや、稚苗のフェノロジーが環境の季節変化に適応しないということによって林内での生存・成長率が低くなったものと考えられる。
6. 落葉層の存在が稚苗出現の制限要因となり、その制限の程度が種子のサイズと密接に関連していることが木本種において初めて明らかになった。
7. 種子の散布から稚苗出現2年目までの死亡経過をみると、生存曲線のパターンが種子サイズによって大きく二つにわけられた。種子サイズの大きい種では捕食動物による種子段階の死亡率が高いが、稚苗出現後はその生存率はどの場所でも高かった。一方、種子サイズの小さい種では種子死亡率より、出現時期・稚苗出現後の死亡率が高かった。死亡要因・死亡率・死亡時期もまた種子サイズと稚苗のフェノロジーと大きく関わっていることが明らかになった。

以上のように本研究は、これまで解明されていなかった北海道の落葉広葉樹の更新初期段階である稚苗の定着について、種子サイズと稚苗のフェノロジーの面から実証的に、解明したものであり、造林学上また広葉樹林の育成分野の研究発展に寄与するところ大きいものがある。

よって審査員一同は、別に行った学力確認試験及び試問の結果と合わせて、本論文の提出者清和研二は、博士（農学）の学位を受けるに十分な資格があるものと認定した。